Rev. Écol. Biol. Sol, 1987, **24** (3) : 459-471.

Interaction racines-microorganismes : carbone et azote de la biomasse microbienne développée en présence de racines

PAR

Z. SALLIH, P. BOTTNER, G. BILLÈS et P. SOTO

C.E.P. - C.N.R.S., B. P. 5051 - 34033 Montpellier Cedex, France

Synopsis: The presence of living roots increased the microbial biomass — C and N, and enhanced the microbial activity.

Keywords: Microbial biomass, roots, nitrogen.

INTRODUCTION

Dans l'approche systémique de la rhizosphère en tant que micro-volume de sol autour des racines actives, à forte activité microbiologique et siège de transferts d'énergie et de matière, le compartiment biomasse microbienne joue probablement un rôle essentiel. Les organismes ont généralement été pris en compte en terme de densité de germes comptés dans le rhizoplan et en fonction de l'éloignement de la racine. Leur prise en compte en terme de biomasse nécessite une délicate conversion du nombre de germes en biovolume, puis en éléments tels que C et N ou P.

Au niveau du concept deux types de transferts essentiels interviennent : un flux de la plante vers la rhizosphère, de composés organiques facilement biodégradables, énergétiques, à C/N global relativement élevé et qui résultent de l'exsudation, de la sécrétion ou de l'exfoliation racinaires. Des approches

méthodologiques diverses ont permis de les définir, de localiser leur origine sur la surface racinaire (ROVIRA *et al.*, 1979) et de les quantifier (WOLDENDORP, 1986 ; HELAL et SAUERBECK, 1982 ; WAREMBOURG, 1982 ; SHAMOOT *et al.*, 1968). L'autre type de transfert est représenté par le flux d'éléments du sol vers la rhizosphère et la plante. Les microorganismes interviennent comme mobilisateurs d'éléments du sol tels que N et P ; ceux-ci passent par la biomasse microbienne rhizosphérique et sont partiellement réutilisés par la plante (BILLÈS *et al.*, 1986). Il semble que dans ces mécanismes de transfert, la microfaune du sol joue un rôle comme régulateur de la microflore (COLEMAN *et al.*, 1983 ; CLARHOLM, 1985).

L'objet de ce travail est d'apporter des éléments sur le rôle des microorganismes stimulés par les racines vivantes dans la mobilisation de l'azote organique des sols. De la paille marquée au ^{14}C et ^{15}N a été ajoutée à deux sols. Chacun d'eux a été divisé en deux ensemble de lots. Un ensemble a été incubé au laboratoire durant deux ans en conditions contrôlées. L'activité biologique du sol était intense au début de l'expérience, due à l'adjonction du matériel végétal. Elle diminuait progressivement par épuisement des composés facilement minéralisables, pour passer à une activité très réduite en fin d'expérience. L'autre ensemble de lots a été traité de la même manière mais il a été maintenu en permanence en présence de racines vivantes actives par 10 cultures successives de blé à croissance rapide. A la maturité du blé et avant la culture suivante, les racines à chaque fois étaient éliminées du sol. Les lots avec plantes manifestaient également une forte activité biologique initiale qui diminua progressivement.

Dans ces sols qui subissent une grande variation de l'activité biologique due à l'épuisement progressif des composés minéralisables, en comparant le sol avec plantes et le sol nu, l'expérimentation a été menée 1. pour examiner l'effet de la présence permanente de racines actives sur le carbone et l'azote de la biomasse microbienne et 2. pour étudier l'origine de l'azote qui est utilisé par les plantes.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux sols ont été utilisés :

— **Sol 1 :**

Horizon A1 (0-15 cm) d'un sol fersiallitique à réserve calcaire non lessivé sous formation à *Brachypodium phoenicoïdes*. Il est limono-argileux ; C = 1,5 % ; N = 0,12 % ; pH = 7,9 ; $CaCO_3$ = 2,2.

— **Sol 2 :**

Horizon A1 (0-15 cm) d'un sol brun eutrophe sous formation à *Brachypodium ramosum*. Il est sablo-limoneux ; C = 3 % ; N = 0,23 % ; pH = 6,5.

Le sol 2 est plus limoneux et moins argileux que le sol 1, son pH est plus faible et il contient de l'ordre de deux fois plus de C et de N que le sol 1. Les deux sols sont sous conditions méditerranéennes humides à subhumides du sud de la France.

Après séchage à l'air, tamisage à 5 mm, et homogénéisation, chaque sol a été subdivisé en 18 lots de 800 g (sol sec) placés dans des pots de culture. A chaque lot on a ajouté

7 g de paille de blé mûr uniformément marquée au ^{14}C et ^{15}N coupée en morceaux de l'ordre de 5 mm de long (C = 43 % ; N = 1,0 % ; activité spécifique = 2,59 $MBq.g^{-1}C$; enrichissement isotopique de ^{15}N = 6,61 %). Les 18 lots sont placés dans une enceinte climatisée (23-28° C le jour et 13-18° C la nuit ; 16 heures de jour et 8 heures d'obscurité). L'expérience a duré 700 jours. La moitié des pots (8) est maintenu sans plante. L'autre moitié est maintenue avec 10 cultures successives de blé de printemps à croissance rapide (cultivar Florence Aurore, 6 plants de blé par pot). Chaque culture est menée de la plantule jusqu'à maturité. A la récolte, avant la culture suivante, les racines sont éliminées du sol. La séparation est effectuée manuellement puis à la pince. Dans les deux traitements, avec et sans plantes, l'humidité du sol est maintenue entre 75 et 85 % l'humidité équivalente. Dans les deux traitements également, à deux reprises, le sol a été maintenu sec à l'air pendant un à deux mois puis réhumidifé. Durant les 700 jours, 8 prélèvements ont été effectués ; à chaque prélèvement l'ensemble d'un pot est utilisé (800 g sol sec). Les moments de prélèvement sont mentionnés ci-dessous :

— sols sans plante : aux jours 16, 29, —, 85, 121, 247, 422, 690,

— sols avec plantes : aux jours —, 29, 64, 85, 121, 247, 422, 690.

A chaque prélèvement, les analyses suivantes sont effectuées :

— respirométrie : CO_2 total et marqué durant des périodes de 0-10 jours et 10-20 jours après le prélèvement. Piégeage dans NaOH 0,3 N, 40 cm^3/25 g (sol sec).

— détermination du C de la biomasse microbienne suivant la technique de JENKINSON et POWLSON (1979) (échantillons fumigés : CO_2 de 0-10 jours ; échantillons témoins = CO_2 de 0-10 jours ; Kc = 0,41).

— N minéral du sol : NH^+_4 et NO^-_3 totaux et marqués déterminés au jour 10 après le prélèvement (extraction par K_2SO_4 N ; rapport sol/liquide : 75 g/500 cm^3 ; distillation de NH^+_4 en présence de MgO, distillation de NO^-_3 en présence d'alliage de Dewarda et MgO ; dosages titrimétriques.

— détermination de N de la biomasse microbienne à partir de NH^+_4 total et marqué au jour 10 après le prélèvement, suivant la formule de PAUL et VORONEY (1984) où $K_N = 0{,}39\text{-}0{,}014\ (C_F/N_F)$.

A chaque récolte des plantes, les parties aériennes et les racines sont mélangées et homogénéisées. L'azote total et marqué sont déterminés par la méthode KJELDAHL. Dans l'ensemble de ces analyses, le carbone marqué est déterminé par spectrométrie en scintillation liquide et l'azote marqué par spectrométrie de masse.

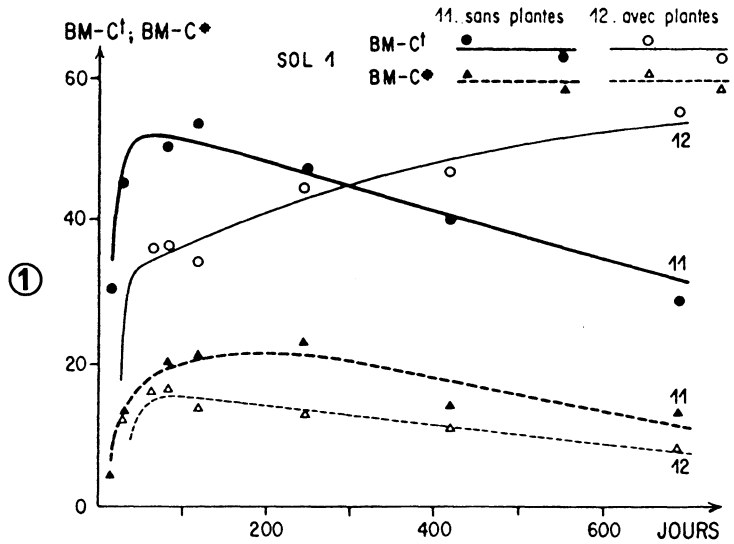
II. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

A) Carbone de la biomasse microbienne.

Le carbone total et le carbone marqué de la biomasse microbienne ont été calculés à partir de CO_2 dégagé des jours 0 à 10 qui suivirent chacun des prélèvements sur les échantillons fumigés et témoins. 4 courbes ont ainsi été établies correspondant à la somme de CO_2 dégagé pendant les 10 premiers jours qui suivirent chaque prélèvement de sol ; ces courbes sont : CO_2 total des fumigés et témoins et CO_2 marqué des fumigés et témoins. Elles ont été assimilées à une somme de fonctions logarithmiques ajustées par l'algorithme de NELDER et MEAD (1965) à partir d'un logiciel développé par PUEL *et al.* (1986). La corrélation entre les valeurs ainsi calculées et les valeurs mesurées est significative à P = 0,99 puisque pour n = 6 ou 7, r = 0,93 à 0,99. Ces courbes ne sont pas représentées dans ce travail mais elles ont permis de calculer les courbes de C de la biomasse microbienne représentées dans les figures 1 et 2.

1. *Carbone total de la biomasse microbienne : BM—C*^{t}.

La figure 1 représente l'évolution durant les 2 ans d'expérience du C total de la biomasse microbienne (BM—C^t) dans le sol 1, sol relativement pauvre en N. En absence de plantes, la biomasse est d'abord stimulée jusqu'aux jours 50-100 en réponse à l'adjonction initiale de la paille au sol. Au-delà de ce



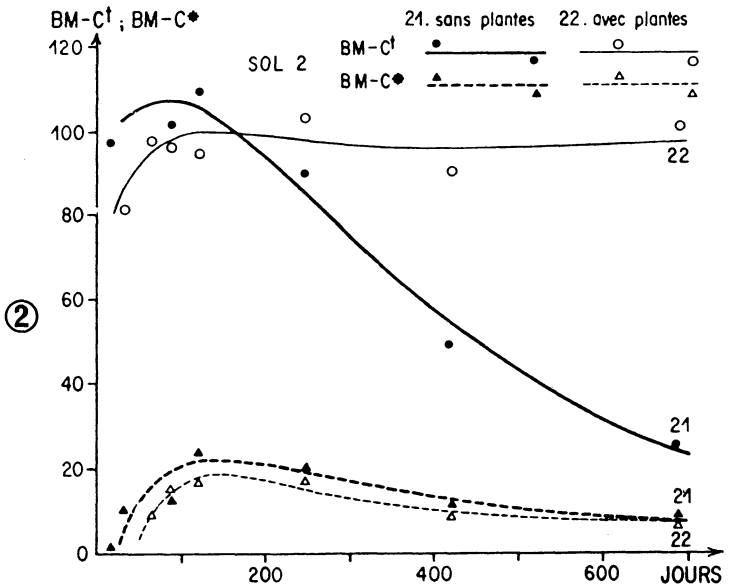


FIG. 1. — Sol 1 : Carbone total (BM-C^t) et carbone marqué (BM-C*) de la biomasse microbienne en mg. 100 g^{-1} de sol sec.

FIG. 2. — Sol 2 : Carbone total (BM-C^t) et carbone marqué (BM-C*) de la biomasse microbienne en mg. 100 g^{-1} de sol sec.

maximum, elle diminue graduellement par épuisement progressif des composés organiques facilement minéralisables. Elle passe de l'ordre de 50 mg de BM—C^t.100 g^{-1} sol sec à 30 mg. Toujours dans le sol 1, mais dans le système sol + plantes, la biomasse microbienne (BM—C^t) se comporte différemment :

— durant les premières phases de l'expérience, la présence de racines diminue la biomasse. Jusqu'au jour 200 environ, la différence dans BM—C^t entre sol avec et sans plantes est hautement significative.

— alors qu'en absence de plantes, BM—C^t diminue au-delà des jours 50-100, dans le système sol + plantes, la biomasse augmente graduellement ; elle est en fin d'expérience à peu près deux fois plus importante que dans le sol nu.

Le sol 2 contient 2 fois plus de N que le sol 1. La figure 2 montre que fondamentalement dans le sol sans plante, le C total de la biomasse (BM—C^t) se comporte de la même manière que dans le sol 1. Après une courte période de stimulation due à l'adjonction initiale du matériel végétal, BM—C^t diminue d'une manière importante ; d'un maximum de l'ordre de 100 mg de BM—C^t.100 g^{-1} sol, il est divisé par environ 4 en fin d'expérience. Dans le sol sans plante BM—C^t se comporte donc de la même manière dans les 2 sols, la différence réside dans l'amplitude des variations.

Dans le sol (Fig. 2), la présence de plantes permet le maintien de la biomasse (BM—C^t) à un niveau élevé durant toute l'expérience. Elle subsiste du début à la fin aux alentours de 100 mg.100 g^{-1} sol. En fin d'expérience, le traitement avec plantes contient 3 à 4 fois plus de BM—C^t que le traitement sans plante. Par ailleurs, comparé au sol 1, dans ce sol 2, l'effet dépressif initial n'apparaît donc pas ou bien il est très faible (Fig. 2).

2. *Carbone marqué de la biomasse : BM—C*.*

Les courbes d'évolution de BM—C* sont identiques dans les 2 sols (Fig. 1 et 2). En présence et en absence de plantes, elles reflètent une utilisation initiale rapide de la paille marquée puis l'épuisement progressif des constituants marqués facilement minéralisables. Dans les deux sols, BM—C* est plus élevé dans le sol nu que dans le sol + plantes ; la différence est particulièrement nette entre les jours 100-400, elle s'atténue en fin d'expérience. Elle est peu marquée dans le sol 2 mais très significative dans le sol 1.

3. *Interprétation.*

En sol nu, le schéma expérimental est simple, il consiste en un apport de matériel végétal initial (0,9 g de matériel/100 g de sol sec) qui est soumis à la décomposition durant 2 ans sans autre entrée d'énergie dans le système. La biomasse microbienne répond par une stimulation puis une diminution progressive et continue durant toute la période d'incubation. Elle épuise les composés facilement biodégradables mais aussi les composés non marqués natifs du sol ; en effet, le carbone non marqué de la biomasse (non représenté dans les figures) diminue également. Cette réponse de la biomasse en sol nu est identique dans les 2 sols avec cependant des amplitudes différentes.

Dans les systèmes avec plantes, la présence permanente de racines vivantes actives apporte au sol un complément d'énergie par l'exsudation et l'exfoliation racinaires. Dans ce traitement, la biomasse se comporte différemment dans le sol 1 pauvre en N que dans le sol 2 qui contient deux fois plus de matière organique et de N total.

Dans le sol 2, le comportement de la biomasse est relativement simple ; comparé au sol nu, elle se maintient à un niveau élevé durant toute la période de présence de racines, à un niveau qui est semblable à celui atteint en sol nu au début de l'expérience. Dans le sol 2, la présence de plantes comparée au sol nu n'a pas non plus modifié beaucoup le comportement de la biomasse marquée puisque les deux courbes de BM—C* pour le sol 2 ne sont pas très différentes. Dans ce sol, la stimulation des microorganismes par les racines ne semble pas être limitée par les nutrients tels que N.

Dans le sol 1, la biomasse nettement moins développée en présence de racines que dans le sol nu durant les 200 premiers jours de l'expérience a été observée à trois prélèvements successifs : aux jours 29, 64 et 85 la différence est hautement significative. Il est probable que cet effet dépressif soit dû à une déficience en nutrients et en particulier en N lié à la compétition entre plantes et microorganismes. C'est probablement aussi cette déficience en N dans le sol 1 qui explique que BM—C* est plus faible dans le traitement avec que dans le traitement sans plante ; elle est également très nette entre les jours 50 et 300.

Dans ce sol 1 en présence de plantes cette déficience en nutriments est progressivement levée au-delà de 300-400 jours puisque durant la deuxième partie de cette expérience BM—C^t devient nettement plus important en présence de plantes qu'en sol nu. Comme le montrera la suite de ce travail, les cultures successives de blés provoquent en effet un surcroît de mobilisation de N comparé au système sans plantes et qui est partiellement récupéré par les plantes mais aussi par la biomasse microbienne qui s'accroît.

B) **Bilan de l'azote.**

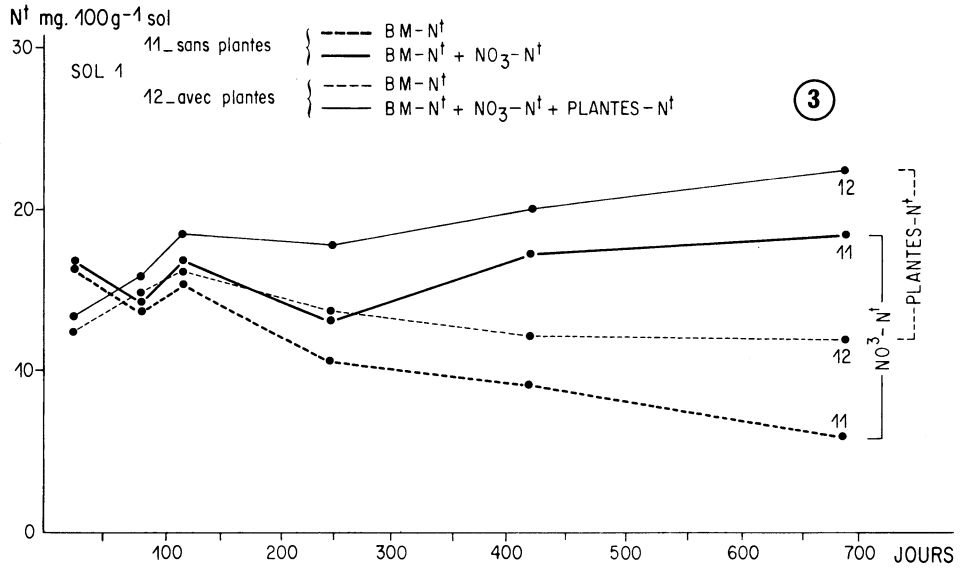
N total (N^t) et N marque (N*) ont été mesurés dans N minéral (NH_4—N^t, NH_4—N*, NO_3—N^t, NO_3—N*), dans la biomasse microbienne (BM—N^t, BM—N*) et dans les plantes (Pl—N^t, Pl—N*).

1. *Azote total.*

La figure 3 représente en fonction du temps, pour le sol 1 :

- pour le traitement sans plante (Fig. 3 en 11)
  - — N total de la biomasse microbienne : BM—N^t
  - — N total de la biomasse + N total des nitrates : BM—N^t + NO_3—N^t ; la différence entre les courbes [BM—N^t] et [BM—N^t + NO_3—N^t] correspond aux nitrates NO_3—N^t matérialisés à la droite de la figure. Mis à part, l'effet de la fumigation, ces sols ne contenaient que très peu de NH_4^+, celui-ci n'est donc pas représenté sur les figures 3 et 4.
- pour le traitement avec plantes (Fig. 3 en 12)
  - — N total de la biomasse : BM—N^t
  - — N total de la biomasse + N^t des plantes sous forme cumulative dans les cultures successives : BM—N^t + Pl—N^t ; la différence entre les

courbes BM—N^t et BM—N^t + Pl—N^t correspond à Pl—N^t également matérialisé à la droite de la figure, c'est-à-dire à la somme de N^t accumulé dans les cultures successives. Tout au long de l'expérience dans les sols avec plantes, N minéral n'a toujours été présent qu'en faible quantité. N minéral disponible a en permanence été prélevé par les plantes. Il n'est donc pas représenté dans la figure 3.



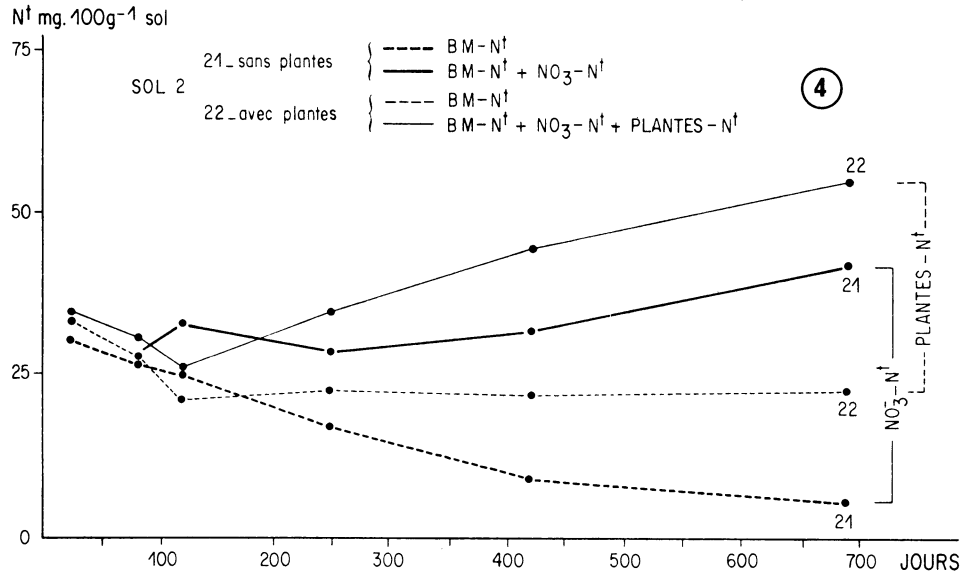


FIG. 3. — Sol 1 : Azote total dans la biomasse microbienne (BM-N^t), dans les nitrates (NO_3-N^t) et N^t utilisé par les plantes (forme cumulative des cultures successives) (Pl-N^t), en mg 100 g^{-1} de sol.

FIG. 4. — Sol 2 : Azote total dans la biomasse microbienne (BM-N^t), dans les nitrates (NO_3-N^t) et N^t utilisé par les plantes (forme cumulative des cultures successives) (Pl-N^t), en mg 100 g^{-1} de sol.

En absence de plantes (Fig. 3, 11), BM—N^t diminue tout au long de l'incubation. BM—N^t a donc un comportement comparable à BM—C^t ; les deux diminuent de moitié. Le C^t/N^t de la biomasse ainsi mesurée se situe entre 3 et 5. La comparaison de BM—N^t en présence (Fig. 3, 12) et en absence de plantes (11) montre que tout au long de l'expérience une quantité croissante de N^t s'accumule dans la biomasse à la suite du développement des systèmes racinaires successifs. En fin d'expérience BM—N^t avec racines est le double de BM—N^t sans racine. Le C^t/N^t en présence de plantes varie entre 2 et 5. L'effet dépressif initial sur BM—N^t dû à la présence des racines se manifeste également mais il n'est observé qu'au premier prélèvement.

La production de nitrates en l'absence de plantes (11) n'apparaît d'une manière nette qu'au-delà de 250 jours ; son accumulation dans le sol est progressive.

En fin d'expérience NO_3—N^t est plus élevé que BM—N^t. Dans cette expérience les plantes ont joué leur rôle de pompe à azote, comme le prévoyait le schéma expérimental, puisque lorsqu'elles étaient présentes, N minéral était toujours en très faible quantité. La courbe cumulative de l'azote exporté par les cultures successives (parties aériennes + racines) (Pl—N^t) est au-delà de 100 jours proche d'une fonction linéaire.

Un des objectifs de ce travail était d'examiner si le système sol + plantes mobilisait davantage d'azote organique du sol que le sol sans plante. La mobilisation est définie dans ce travail par la transformation de N organique non engagé dans les organismes du sol c'est-à-dire N du matériel végétal mort (la paille) ou N de l'humus en N utilisé par la biomasse microbienne ou/et par les plantes. La réponse est positive (Fig. 3), puisque BM—N^t + Pl—N^t dans le traitement sol + plantes est de beaucoup supérieur à BM—N^t + NO_3—N^t dans le traitement sol seul. La présence de racines vivantes a donc mobilisé plus d'azote que N^t qui se trouve dans la biomasse + dans les nitrates du sol sans plante. Ce surcroît d'azote est de l'ordre de 50 % par rapport au sol nu. Il a été partiellement exporté par les cultures successives, mais il est aussi engagé dans le surcroît de biomasse microbienne qui s'est organisé à la suite du développement des systèmes racinaires.

La figure 3 montre également que les plantes ont exporté plus de N^t que le système sol seul a produit de NO_3—N^t. Le rapport [Pl—N^t] / [NO_3—N^t en absence de plantes] est de l'ordre de 1,2 ; il est donc relativement faible. Cela signifie qu'une part importante du surcroît de N^t mobilisé par le système sol + plantes comparé au sol seul reste engagé dans le surcroît de biomasse microbienne développé en présence des racines.

En définitive, la présence de plantes mobilise un surcroît de 50 % de N^t comparé au sol sans plantes, ce surcroît se répartit de la manière suivante : 1/3 va dans la plante et 2/3 restent engagés dans le surcroît de biomasse microbienne.

La figure 4 représente les mêmes données pour le sol 2. En fin d'expérience le rapport [BM^t—N^t + NO_3—N^t du sol 2 ans plantes] / [BM—N^t + NO_3—N^t du sol 1 sans plantes] d'une part, et le rapport [BM—N^t + Pl—N^t du sol 2] / [BM—N^t + Pl—N^t du sol 1] sont l'un et l'autre de 2,3. Le sol 2 a donc engagé plus du double de N^t dans les microorganismes, les nitrates et les plantes que le sol 1.

Dans ce sol 2 la présence de la plante mobilise dans BM—N^t + Pl—N^t un surcroît qui est également de l'ordre de 50 % de BM—N^t + NO_3—N^t du sol sans plante. Ce surcroît est cependant distribué d'une manière légèrement différente du sol 1. 1/4 de surcroît a été utilisé par les plantes et 3/4 par le surcroît de biomasse microbienne.

2. *Rapport isotopique de l'azote.*

Le tableau I représente l'azote marqué en % de l'azote total dans la biomasse microbienne (BM—$N^*\%N^t$) dans les nitrates (NO_3—$N^*\%N^t$) et dans les plantes (Pl—$N^*\%N^t$). Dans le système avec plantes, NO_3—$N^*\%N^t$ est également représenté ; bien qu'en quantité négligeable NO_3^- était parfois suffisant pour permettre la mesure du rapport isotopique.

Dans les deux sols sans plante, BM—$N^*\%N^t$ ne varie pas d'une manière significative du début à la fin de l'expérience, il en est de même de NO_3—$N^*\%N^t$. L'incorporation de la paille marquée a permis un développement rapide de la biomasse marquée, puisque dès le jour 16 (1er prélèvement) BM—$N^*\%N^t$ a déjà atteint la valeur qui persistera durant toute la période d'incubation. L'azote marqué utilisable par la microflore a été utilisé rapidement dès les premiers jours de décomposition. Dans ce système sans plantes après le flush d'activité initial, l'azote dans la biomasse est faiblement renouvelé par l'azote de l'humus du sol, les populations qui survivent utilisant N des cadavres. En effet, BM—$N^*\%N^t$ ne varie pas d'une manière significative durant toute la période d'incubation. Il est probable que dans ce système sans plante, après la période active initiale, les organismes qui survivent sont sous des formes à faible activité avec faible renouvellement.

La mort progressive d'une partie des microorganismes en absence de plantes est accompagnée de production de NO_3^-.NO_3—$N^*\%N^t$ n'est pas significativement différent de BM—$N^*\%N^t$. Cela signifie probablement que NO_3^- qui est produit provient essentiellement des cadavres microbiens.

Dans les deux sols également, mais dans les systèmes avec plantes, les valeurs initiales de BM—$N^*\%N^t$ sont identiques à celles des systèmes sans plante. A partir du jour 250 environ, BM—$N^*\%N^t$ diminue d'une manière sensible. L'exsudation et l'exfoliation racinaires permettent le maintien des microorganismes sous des formes actives. Dans cette activation, pour leur synthèse métabolique et leur renouvellement, les microorganismes mobilisent une partie de N natif du sol et ceci entraîne une diminution de BM—$N^*\%N^t$. La présence des racines actives provoque donc une mobilisation de N natif du sol par les microorganismes.

L'examen de Pl—$N^*\%N^t$ et sa comparaison avec BM—$N^*\%N^t$ et NO_3—$N^*\%N^t$ permet également de déduire des conclusions intéressantes. Dans le sol 2, il existe une bonne concordance entre ces trois valeurs. N provenant des microorganismes lors de leur mort ou N des métabolites microbiens constituent la source essentielle de N minéral et de la nutrition du blé.

Les données sont plus complexes pour le sol 1 qui est également moins riche en N. Pl—$N^*\%N^t$ est toujours inférieur à BM—$N^*\%N^t$. Par ailleurs dans ce sol 1, il est intéressant de suivre l'évolution de Pl—$N^*\%N^t$ en fonction du temps. Les valeurs sont faibles au départ de l'expérience, elles passent par un maximum qui se situe entre 100 et 400 jours puis redeviennent faibles. La même évolution est observée si on examine les 10 cultures successives

provoqué un surcroît de mobilisation de N comparé au sol sans plante. Ce surcroît s'est réparti de la manière suivante : 1/3 à 1/4 a été utilisé par les cultures successives, 2/3 à 3/4 a été utilisé par le surcroît de biomasse microbienne. Dans N qui a été utilisé par les plantes, la proportion de N non marqué comparé à N de la paille (marqué) ajoutée au sol, était plus élevée que dans N utilisé par la biomasse microbienne. Ceci a été expliqué partiellement par une fixation non symbiotique de N_2 et par le fait que les plantes explorent probablement davantage les microvolumes de sol humifié que les microvolumes où se trouvent les particules végétales en voie de décomposition où la concurrence avec les microorganismes et la réorganisation est plus élevée.

Summary

Root - microorganisms interactions: Carbon and nitrogen of the microbial biomass developed in presence of roots

Two soils were incubated in laboratory under controled conditions, with ^{14}C- and ^{15}N labelled mature wheat strow. One half of the samples were cropped with 10 successive spring wheat cultivations. After each cropping the shoots and roots were removed from soil. The remaining samples were kept bare without plants under the same conditions. For both treatments, 8 sampling were analysed during the incubation time: microbial biomass-C and-N determination using the fumigation-incubation technique, NH_4-N and NO_3-N and N taken up by the successive croppings. The presence of livings roots induced a gradual increasing of the microbial biomass size. Under the conditions of this experiment, at the end of the incubation, the biomass-C was 2 time higher than in treatment without plants for the soil 1, containing 0.12 % total N. In soil 2, with total N = 0.23 %, the presence of roots increased the biomass size by 3 to 4 time compared with the bare soil. Nevertheless, this effect of roots cannot be generalized since for soil 1 during the first 10 months the roots depressed the microbial biomass. This may be explained by a competition for mineral N between plants and microorganisms. The successive root systems induced a increased mobilization of organic N. The extra N mobilazed was distributed in the following way: 1/3 to 1/4 was taken up by the successive croppings and 2/3 to 3/4 was utilised by the increased soil biomass. In N taken up by plants the proportion of unlabelled N was higher than in soil biomass-N. This is partly explained by a non-symbiotic N_2 fixation and partly by the fact that the roots probably explore humified soil microvolumes rather than microvolumes containing decomposing plant material particles where the competition for N or P is higher.

Bibliographie

Billès (G.), Gandais-Riollet (N.) & Bottner (P.), 1968. — Effets d'une culture de graminées sur la décomposition d'une litière végétale marquée au ^{14}C et ^{15}N dans le sol en conditions contrôlées. *Oecol. Plant.*, **7**: 273-286.

Clarholm (M.), 1985. — *Possible role for roots, bacteria, protozoa and fungi in supplying nitrogen to plants. In: Ecological interactions in soil.* A. H. Fitter, D. Atkinson, D. J. Read, M. B. Usher Ed., Blackwell Scientific publications: 355-366.

Coleman (D. C.), Read (C. P. P.) & Cole (C. V.), 1983. — *Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. In: Advances in Ecological Research.* Vol. **13**: 1-55.

HELAL (H. M.) & SAUERBECK (D.), 1982. — Der kohlenstoffumsatz von Planzenwurzeln und dessen Einfluss auf den Boden. Posterdarstellung : stellung Deutsch. *Bot. Gesellsch.*

NELDER (J. A.) & MEAD (R.), 1965. — A simplex method for functions minimizations. *The computer Journal,* **1**: 308-313.

PAUL (E. A.) & VORONEY (R. P.), 1984. — *Field interpretation of microbial biomass activity measurements.* Current perspectives in Microbial Ecology M. J. KUG, C. A. REDDY: 509-514.

PUEL (J. P.), SOTO (P.) & SALAGER (J. L.), 1986. — Ajustements et tracés de courbes sur ordinateurs « personnels ». *Électronique Applications,* **51**: 75-79.

ROVIRA (A. D.) & MCDOUGALL (B.), 1967. — *Microbiological and biochemical aspects of the rhizosphere. In: Soil Biochemistry.* A. D. MCLAREN, G. H. PETERSON Eds. p. 417, Marcel Dekker.

ROVIRA (A. D.), FOSTER (R. C.) & MARTIN (J. K.), 1979. — *Origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. In: The Soil Root Interface.* J. L. HARLEG and R. S. RUSSEL Eds. Academic Press London, 1, 4.

SHAMOOT (S.), MCDONALD (L.) & BARTHOLOMEA (M. V.), 1968. — Rhizodeposition of organic debris in soils. *Soil Sc. Soc. Amer. Proc.,* **32**: 817-820.

WAREMBOURG (F. R.), 1982. — Carbon flow in the plant-soil system a comprehensive approach. Regional colloquium on soil organic matter studies. *Promocet, São Paulo:* 75-80.

WOLDENDORP (J. W.), 1986. — *Nutrients in the rhizosphere in Agricultural Yields in Continental Climats.* Proceedings 16th International Potash Institute: 99-126.